Revue suisse Zool.	Tome 86	Fasc. 4	p. 823-831	Genève, décembre 1979

Zungenfunktionen und Zungenversteifung bei granivoren Singvögeln[1]

von

Vinzenz ZISWILER

Mit 4 Abbildungen

Abstract

Stiffening devices in the tongue of granivorous songbirds. — Members of the songbird families Emberizidae, Ploceidae and Estrildidae squeeze seeds out of the shell by using their tongue to support and orientate the seed while it is being husked. In order to be able to do this the tongue needs to be equipped with special stiffening devices.

Each of the three families has a different kind of stiffening apparatus. The emberizides use a fat tissue and blood sinuses to stiffen their tongue, *Passer* and *Montifringilla*, both ploceids, have developed a neomorph, the Praeglossale (Bock 1978), and the estrildids stiffen their tongue by swelling enormous venous sinuses, which are fixed both to the Ossa entoglossa and to the Os hypentoglossum, a neomorph bone.

These investigations further prove that each of the three bird families became granivorous independently of the others.

EINLEITUNG

In früheren Arbeiten konnten wir zeigen, dass granivore Singvögel Samenkörner vor dem Verschlucken stets enthülsen (Ziswiler 1965). Dabei werden zwei grundverschiedene Mechanismen des Samenöffnens praktiziert. Während die Altweltfinken (Fringillidae) die Samenschalen durch eine Vor-Rückbewegung mit der messerscharfen Unterschnabelkante aufschneiden, quetschen die Angehörigen der Familie der Ammern und Neuweltfinken (Emberizidae), der Weber (Ploceidae) und der Prachtfinken (Estrildidae) die Samenschalen auf. Dabei spielt vor allem beim Aufquetschen die Zunge eine

[1] Unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vortrag gehalten auf der Jahresversammlung der SZG in Zürich, 2.-3. März 1979.

wichtige Rolle beim Einstellen und Festhalten des Korns in einer geeigneten Aufquetschposition, beim Trennen von Kern und Spelze und beim Auswerfen der Spelze.

Um ihrer Aufgabe als Stützorgan gerecht werden zu können, muss diese Zunge nun sowohl im dynamischen als auch im statischen Bereich verstärkt werden. Im dynamischen Bereich äussert sich dies in einer Höherdifferenzierung sämtlicher für die Zungenbewegung verantwortlichen Muskelgruppen, vor allem des M. hypoglossus obliquus und des M. ceratoglossus, sowie in einer Mobilisierung des Basihyoids gegenüber den Ossa entoglossa.

Im statischen Bereich muss versucht werden, der Zunge erhöhte Konsistenz zu verleihen, sie in bestimmten Bereichen zu versteifen.

Die nachfolgenden Erörterungen beziehen sich speziell auf diese Versteifungsstrukturen und ihre Verschiedenheit, und die daraus sich ergebenden Konsequenzen für die evolutive Vergangenheit der involvierten Vogelgruppen.

ERGEBNISSE

a) Zungenfunktionen

Allen „Samenquetschern" ist gemeinsam, dass sie Gramineensamen allen andern Samen vorziehen; unter diesen wiederum dominieren längliche Samen vom Typ der Glanzsamen. Diese länglichen Samen werden quer zur Schnabellängsachse gestellt und alsdann mit dem Unterschnabel gegen ein Widerlager im Gaumen gepresst und so entspelzt. Diese Widerlager sind Längswülste, Längsleisten, sattelartige Erhebungen im hörnernen Gaumen, oder die Ränder der Oberschnabelrhamphotheke.

Dabei werden die Samen immer nach dem Dreipunktprinzip aufgepresst: entweder drückt eine Unterschnabelkante das Korn gegen zwei Widerlager im Gaumen, oder es wird mit beiden Unterschnabelkanten gegen ein Widerlager im Gaumen gepresst. Auch runde Körner vom Typ eines Hirsekorns werden nach dem gleichen Prinzip geöffnet, nur spielt sich der Öffnungsvorgang weiter vorn im Schnabel ab, wo nicht nur die Schnabelränder sondern auch die Widerlager konvergieren.

Wie wir nun mittels Zeitlupenfilm- und Röntgenfilmanalyse zeigen konnten, spielen Zungenbewegungen bei diesem Öffnungsvorgang eine entscheidende Rolle. Im Gegensatz zu den Fringillidae, bei welchen der Schneidevorgang eine hochdifferenzierte Unterkieferkinetik mit Vor-, Rück- und Lateralbewegungen des Unterkiefers voraussetzt, und bei welchen die Zunge in erster Linie die taktile Kontrolle über den Samenöffnungsvorgang übernimmt, ist die Unterkieferbewegung bei den Samenaufquetschern vorwiegend eine Auf-Abbewegung. Dieser eher bescheidene Bewegungsspielraum erlaubt zwar das Ergreifen eines Samenkorns und Aufquetschbewegungen, aber keine subtile Bewegung des Korns, wenn dieses quer und in eine geeignete Öffnungsposition gestellt werden soll. Auch das Lösen und Auswerfen der Spelzen ist mit Auf-Abbewegungen des Unterschnabels allein nicht möglich. All diese Funktion müssen deshalb von der extrem beweglichen Zunge übernommen werden. Diese ergreift das Korn mit ihrer Spitze, dreht es, falls es von länglicher Form ist und bringt es quer in eine seiner für seine Grösse passende Aufquetschstellung. Dann fixiert die Zunge das Korn am Widerlager (Abb. 4). Diese Funktion ist notwendig, da die Druckbewegung des Unterschnabels keine einmaligkontinuierliche ist, sondern durch mehrmaliges, schnell aufeinanderfolgendes Andrücken des Unterschnabels geschieht. Lösen sich bei diesem Aufquetschvorgang Spelzen und Samenkern noch nicht vollständig voneinander, so greift die Zungenspitze zwischen die aufgebrochene Spelze und den Kern, und massiert den Kern aus der Hülse heraus. Dann übernimmt die Zunge das Auswerfen der Spelzen.

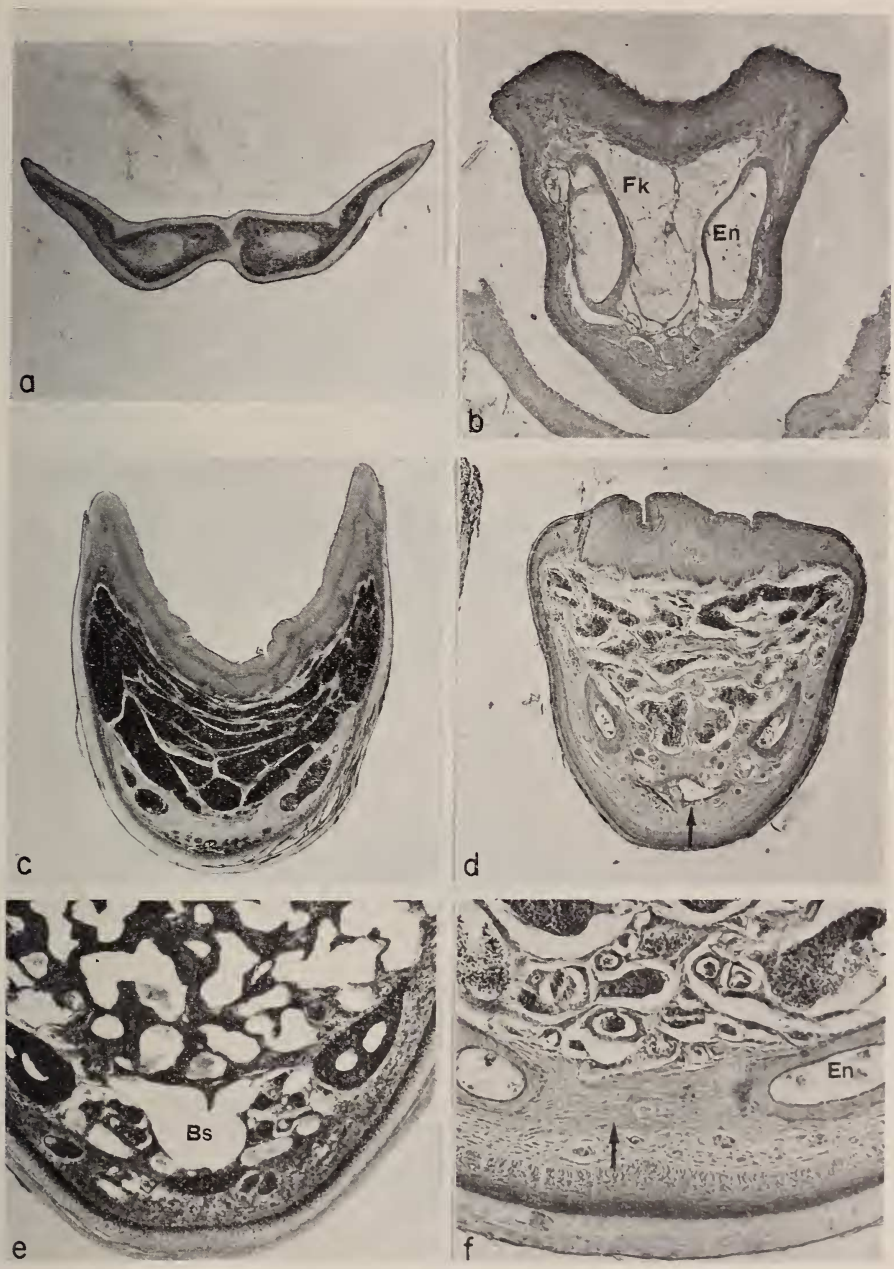

Abb. 1.

Schnabelquerschnitte

a: *Parus major*, mittleres Schnabeldrittel, H.-E., 60×; b: *Coryphospingus cucullatus*, mittleres Schnabeldrittel, H.-E., 60×; c: *Lonchura grandis*, vorderes Schnabeldrittel mit kavernösem Körper, H.-E., 60×; d: *Hypargos niveoguttatus*, mittleres Schnabeldrittel, H.-E., 60×. Pfeil: Os hypentoglossum; e: *Erythrura trichora*, mittleres Schnabeldrittel, Versilberung, 72×; f: *Taeniopygia guttata*, vorderes Schnabeldrittel, H.-E., 144×; Pfeil: Straffes faseriges Bindegewebe. Bs: Blutsinus; En: Os entoglossum; Fk: Fettkörper.

b) Zungenmorphologie

Der sehr unterschiedliche Aufbau der einzelnen Singvogelzungen wird besonders deutlich beim Vergleich von Zungenquerschnitten durch das mittlere Zungendrittel (Abb. 1). Zungen von Insektenfressern sind ausnahmslos dünn und von halbmondförmigem Querschnitt und werden einzig durch die Ossa entoglossa gestützt (Abb. 1*a*). Die Zungen der samenöffnenden Singvögel hingegen sind massive Gebilde. Ihre Oberfläche ist im mittleren Zungendrittel aufgewölbt und gegen die Zungenspitze hin napfförmig eingebuchtet zur Aufnahme des Samens. Zwischen den Samenaufschneidern (Fringillidae) und Samenaufquetschern (Emberizidae, Ploceidae, Erstrildidae) bestehen wiederum prinzipielle Strukturunterschiede. Während bei den Fringillidae die Zunge in erster Linie ein Tastorgan ist (Krulis 1978) und Mechanorezeptoren in hoher Dichte enthält, dominieren bei dem Samenaufquetschern verschiedene Versteifungsstrukturen: kavernöse Blutgefässe, Fettkörper oder akzessorische Knochenelemente.

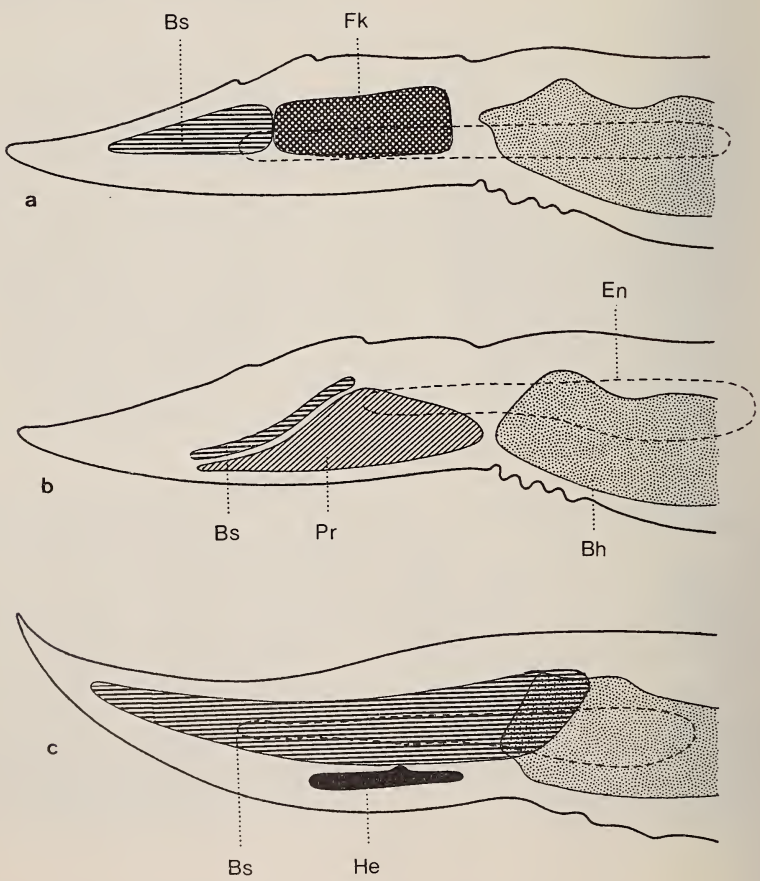

Abb. 2.

Zungenversteifungsmechanismen, schematische Sagittalschnitte.
a: Emberizidae; b: Ploceidae (Passerinae); c: Estrildidae. Bh: Basihyoid; Bs: Blutsinus; En: Konturen der Ossa entoglossa; Fk: Fettkörper; He: Os hypentoglossum; Pr: Praeglossale.

Kavernöser Körper

Alle untersuchten Körnerfresser besitzen im vordern Zungendrittel erweiterte venöse Blutgefässe, von welchen wir annehmen können, dass sie als Füllstruktur zur Erzielung eines prallen Zungenkörpers dienen. Bei den Fringillidae, Emberizidae und Ploceidae übersteigt die Querschnittfläche dieser Gefässe jedoch nie 15% des zugehörigen Zungenquerschnitts, und in ihrer Längenausdehnung erstreckt sich die Zone dieser Blutsinus höchstens über 20% der Gesamtzungenlänge.

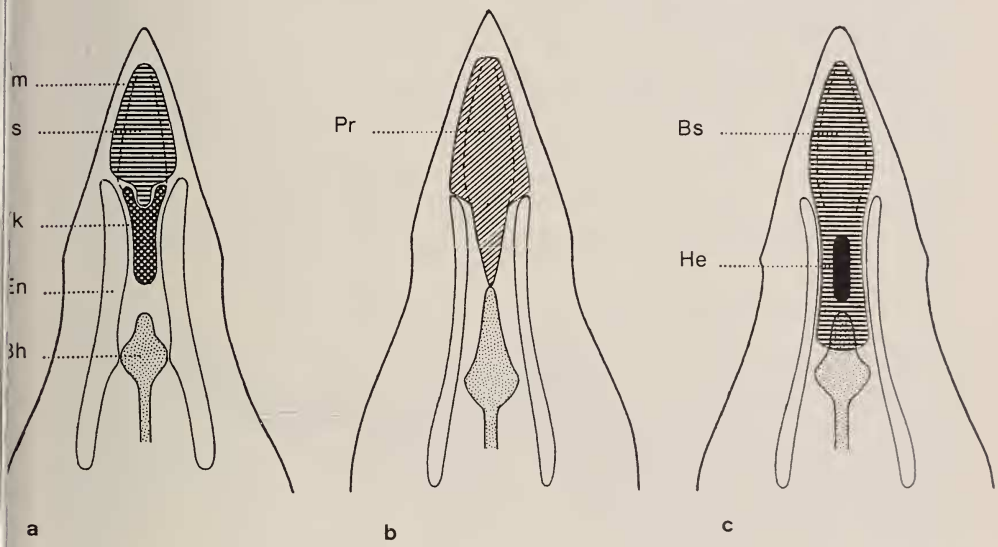

Abb. 3.

Zungenversteifungsmechanismen, schematisch, Transversalebene.
a: Emberizidae; b: Ploceidae (Passerinae); c: Estrildidae. Bh: Basihyoid, Bs: Blutsinus; En: Konturen der Ossa entoglossa; Fk: Fettkörper; He: Os hypentoglossum; Pr: Praeglossale

Bei den Estrildidae hingegen erreicht die Querschnittfläche der Blutkavernen bis zu 75% der zugehörigen Zungenquerschnittfläche (Abb. 1). Diese Blutsinus bilden Bündel von Schläuchen, die je von einem Strumpf von reticulären Fasern umgeben sind, und die gesamthaft von einem dichten Netz von Kollagenfasern umfasst werden. Dieses Kavernensystem erstreckt sich vom subterminalen Zungenspitzenbereich bis zur rostralen Spitze des Basihyoid und wird im caudalen Bereich seitlich von den Ossa entoglossa flankiert (Abb. 2*c*, 3*c*). Es gibt deutliche Hinweise, dass die Prachtfinken den Schwellzustand dieses kavernösen Körpers durch Gefässstau verändern können, d. h., dass die Zunge nur während des Fressens prall gefüllt wäre. Untersuchungen über die Gefässversorgung, die Innervation und die Physiologie dieses kavernösen Körpers und die Physiologie des Gefässstaus sind noch im Gange.

Fettkörper

Ebenfalls im Dienst einer zusätzlichen Zungenversteifung oder zum mindesten einer Füllung des Zungenkörpers scheint der Fettkörper der Emberizidae (Abb. 1*b*, 2*a*, 3*a*)

zu sein. Dieses auffällige Gebilde liegt im mittleren Zungendrittel zwischen den Ossa entoglossa und caudal von einem im rostralen Zungendrittel liegenden Schwellkörper. Dieser Fettkörper ist ebenfalls von einem Gürtel von faserigem Bindegewebe umgeben.

Stützknochen

Bei den Emberizidae übernehmen die klassischen Elemente des Zungenskeletts, die Ossa entoglossa und das Basihyoid, zur Hauptsache die Stützfunktion. Die Ossa entoglossa sind bei dieser Familie besonders massiv ausgebildet und reichen weit ins rostrale Zungendrittel hinein (Abb. 2*a*).

Akzessorische, neomorphe Knochenelemente entwickelten die Ploceidae und die Estrildidae.

Das 1978 von Bock erstmals beschriebene *Praeglossale* von *Passer und Montifringilla* erstreckt sich über weite Bereiche des vordern und mittleren Zungendrittels (Abb. 2*b*, 3*b*). In seiner Form erinnert dieses Praeglossale an eine Pflasterkelle, die mit ihrer Kellenfläche unter die Mulde im vordern Zungendrittel zu liegen kommt, wobei sich zwischen Zungenoberfläche und Knochen zusätzlich eine flache Sinus-Zone ausbreitet. Mit einem Stiel ist das Praeglossale über Ligamente mit dem Basihyoid und den Ossa entoglossa beweglich verbunden. Die Motorik dieses knöchernen Spangenkomplexes besorgt in erster Linie der M. hypoglossus anterior.

Auch die Prachtfinken haben ein Neomorph entwickelt, das wir hier erstmals beschreiben. Es ist ein einheitlicher Knochenstab, der ungefähr in der Schnabelmitte zwischen und unter den Ossa entoglossa liegt (Abb. 2*c*, 3*c*). Seine Länge beträgt höchstens 25% der Gesamtzungenlänge. Dieses Sesambein bezeichnen wir als *Os hypentoglossum*. Es besitzt keinerlei gelenkartige oder muskuläre Verbindung zu den herkömmlichen Zungenknochen, hingegen wird es zusammen mit den Ossa entoglossa von einer transversalen Schicht von kompaktfaserigem Bindegewebe umfasst, die sich nach dorsal gürtelartig um das caudale Viertel des Schwellkörpers legt und diesen fest mit den Ossa entoglossa verbindet (Abb. 1*d*, *f*).

DISKUSSION

a) Funktionelle Deutung

Wie von uns früher beschrieben, hat die Zunge der Samenaufquetscher unter anderem die Aufgabe, das Samenkorn während des Öffnungsvorgangs gegen ein Widerlager im hörnernen Gaumen zu pressen (Ziswiler 1965). Zu diesem Zweck muss die Zunge einerseits abgewinkelt werden können, so, dass mindestens das vorderste Zungendrittel, das den Samen festhält, parallel zum Gaumen zu liegen kommt (Abb. 4).

Bei den Emberizidae scheint nun eine gewisse Zungenversteifung durch den subterminalen kavernösen Körper und durch den nach hinten folgenden Fettkörper erreicht zu werden. Eine beschränkte Abwinkelung ist möglich im Grenzbereich zwischen kavernösem Körper und Fettkörper.

Bei den von Bock (1978) sehr genau analysierten Vertretern der Ploceidae übernimmt das Praeglossale die Versteifungsfunktion im vordern Zungendrittel, wobei der erwähnte flache kavernöse Körper zusätzliche Polsterungsfunktionen übernimmt. Zum herkömmlichen Zungenbeinskelett ist dieses Praeglossale nicht nur in der Sagittalebene (Abwinkelung), sondern auch transversal extrem beweglich. *Passer* und *Montifringilla* haben von allen bisher untersuchten Körnerfressern die differenzierteste Dynamisierung der Zunge erreicht.

Völlig anders strukturiert ist die Zunge bei den Estrildidae. Analogievergleiche mit dem Corpus cavernosum eines Säugetierpenis drängen sich hier auf, besonders

auch wenn man die Histologie des den Schwellkörper umgebenden Bindegewebemantels mit jener der Tunica albuginea vergleicht, die im Bereich des Septum penis das Primordium für einen Penisknochen enthalten kann, der wiederum eine Analogie zum Os hypentoglossum darstellt.

Die Versteifungs- und Stabilisierungsstruktur in der rostralen Zungenhälfte ist hier ein starrer Komplex, bestehend aus dem kavernösen Körper, den Ossa entoglossa, dem Os hypentoglossum und dem umgebenden Bindegewebsmantel. Dieser ganze Komplex wird nun während des Samenöffnens zum Gaumen parallelgestellt; die Abwinkelung gegenüber dem caudalen Zungenabschnitt erfolgt zur Hauptsache in der ligamentösen Verbindung zwischen den Ossa entoglossa und dem Basihyoid. Dabei fällt auf, dass die Abwinkelung weiter caudal liegt, als bei den Ploceidae. Dies könnte mit der Tatsache in Zusammenhang gebracht werden, dass bei den Estrildidae die sattelartigen Widerlager, an welchen die Samen aufgequetscht werden weit hinten im Gaumen liegen, während die Ploceidae die Samen relativ weit vorne über der Gaumenmittelleiste öffnen.

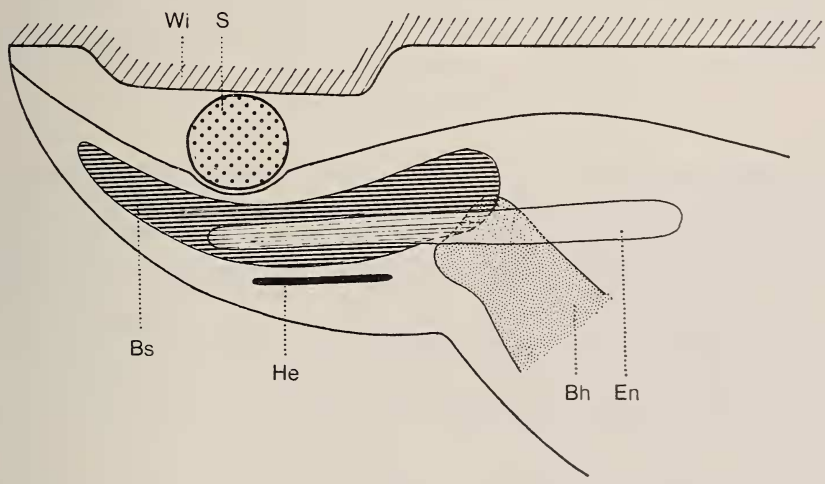

Abb. 4.

Zunge in Samenöffnungsposition bei einem Prachtfinken (Estrildidae), schematischer Sagittalschnitt. Man beachte die Abwinkelung zwischen den Ossa entoglossa und dem Basihyoid. Bh: Basihyoid; Bs: Blutsinus, einen kavernösen Körper bildend; En: Os entoglossum. He: Os hypentoglossum; S: Samenkorn; Wi: Widerlager im hörnernen Gaumen.

b) Homologien-Analogien

Ob die bei allen vier Körnerfresserfamilien auftretenden Blutsinusbildungen zu einander homolog sind, und ob im besonderen der kavernöse Körper der Estrildidae von einem solchen Vorstadium direkt abgeleitet werden könnte, kann ich noch nicht belegen, da uns genügend detaillierte Kenntnisse dieses Gefässabschnitts noch fehlen.

Ebensowenig besitzen wir genügend Anhaltspunkte für oder gegen eine Homologisierung des Fettkörpers der Emberizidae mit einer gewissen Zungenverfettung bei den Ploceidae.

Hingegen bestehen triftige Gründe dafür, dass das Praeglossale der Ploceidae nicht mit dem Os hypentoglossum homologisiert werden kann. Eine solche Homologisierung

Tabelle 1.

Vergleich der Zungenversteifungsmechanismen.
Die Befunde an den Ploceidae gelten vorläufig nur für die Passerinae.

Familie	Zungenversteifung und -polsterung			Zungenabwinkelung
	Blutsinus	Fettpolster	Knochen	
Emberizidae	++	++	Ossa entoglossa	weit vorne, zwischen kavernösem Körper und Fettkörper
Ploceidae	+	+	Praeglossale	in der Zungenmitte, zwischen Praeglossale und den herkömmlichen Zungenknochen
Estrildidae	+++	–	Ossa entoglossa und Os hypentoglossum	zwischen Hypentoglossum und Basihyoid

würde implizieren, dass wir das Os hypentoglossum entweder als Rudiment oder als Vorstufe des Praeglossale betrachteten. Dagegen sprechen aber folgende Argumente. Bei der Annahme, das Os hypentoglossum sei ein Rudiment, müssten wir postulieren, dass die Estrildidae im Laufe ihrer Stammesgeschichte jäh von der noch entwickelten Praeglossal-Zungenmechanik auf das Schwellkörpersystem umgestellt hätten; ein sehr paradoxer Evolutionsschritt! Aber auch eine umgekehrt verlaufende Ableitung ist schwer vorstellbar. Alle bisherigen Untersuchungen machen es deutlich, dass das Os hypentoglossum als zusätzliche Stabilisationstruktur für den Schwellkörper-Entoglossumkomplex entwickelt wurde, d. h. der Schwellkörper ist mindestens gleichzeitig, oder sogar früher als das Os hypentoglossum entstanden. Bei der Annahme, das Praeglossale wäre vom Os hypentoglossum abzuleiten, müssten wir also ebenfalls einen schwer verständlichen Evolutionsschritt postulieren, nämlich dass die Ploceidae auf dem Weg zur Praeglossalmechanik plötzlich den Schwellkörper-Entoglossalkomplex fallengelassen hätten.

c) Systematische Folgerungen

Der Konvergenzcharakter der Zungenversteifungsmechanismen bei den Ploceidae und bei den Estrildidae scheint damit mit Sicherheit belegt zu sein, er kann als weiteres Argument dafür dienen, dass Estrildidae und Ploceidae das Spezialisationsziel „Granivorie“ unabhängig voneinander erreicht haben, und dass beide Familien miteinander nicht näher verwandt sein können.

Nicht gleichermassen schlagkräftig sind unsere Argumente für eine Bewertung der Emberizidae, die einen viel primitiveren Zungenversteifungsmechanismus mit den herkömmlichen Elementen des Zungenbeinskeletts, einem Fettkörper und einem bescheidenen kavernösen Körper erreichten. Immerhin kann mit Sicherheit geschlossen werden, dass die Emberizidae eine lange, selbständige Entwicklung hinter sich haben. Der selbständige Familiencharakter dieser Gruppe konnte in früheren Arbeiten (Ziswiler 1965, 1967, Ziswiler & Trnka 1972) deutlich gemacht werden.

Zusammenfassung

Beim Samenöffnen spielt die Zunge der Emberizidae, Ploceidae und Estrildidae eine ausschlaggebende Rolle als Stützorgan. Zu diesem Zweck muss die Zunge in der vordern Hälfte versteift und gepolstert werden, zudem muss die vordere Zungenhälfte gegenüber dem schlundnahen Abschnitt abgewinkelt werden können.

Die drei Familien entwickelten grundverschieden strukturierte Mechanismen der Zungenversteifung.

Die Emberizidae versteifen die Zunge mittels Blutsinus und Fettkörper, die Ploceidae entwickelten einen hoch differenzierten neuen Knochen, das Praeglossale, während die Estrildidae einen ebenso hoch differenzierten Schwellkörper entwickelten, der im caudalen Bereich zusätzlich durch ein neu entwickeltes Sesambein, das Os hypentoglossum stabilisiert wird.

Die vorliegende Untersuchung stellt ein weiteres Glied in unserer Beweiskette dar, dass jede der untersuchten Familien das Spezialisationsziel Granivorie unabhängig voneinander erreicht hat, und dass zwischen diesen Taxa keine nähern verwandtschaftlichen Beziehungen bestehen.

LITERATUR

Bock, W. J. 1978. The Preglossale of *Passer* — a Skeletal Neomorph. *J. Morph.* 155: 99-110.

Krulis, V. 1978. Struktur und Verteilung von Tastrezeptoren im Schnabel-Zungenbereich von Singvögeln, im besonderen der Fringillidae. *Revue suisse Zool.* 85: 385-447.

Ziswiler, V. 1965. Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. *J. Orn.* 106: 1-48.

— 1967. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. *Zool. Jb. Syst.* 94: 427-520.

Ziswiler, V. und V. Trnka. 1972. Tastkörperchen um Schlundbereich der Vögel. *Revue suisse Zool.* 79: 307-318.

Adresse des Autors:

Zoologisches Museum
Universität Zürich-Irchel
Winterthurerstr. 190
CH-8057 Zürich.